ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 27, 5, 1993

УДК 576.893.194

© 1993

НОВЫЕ ПРОБЛЕМЫ В ИЗУЧЕНИИ MYXOZOA

А. В. Успенская

Рассматривается круг проблем, возникших в изучении Myxosporea, в связи с появлением новых экспериментальных данных, касающихся жизненных циклов некоторых видов миксоспоридий, и с появлением новой схемы жизненных циклов, включающей промежуточного хозяина и стадию развития, соответствующую организму, ранее считавшемуся представителем отдельного класса типа Myxozoa.

Жизненный цикл миксоспоридий долгое время считался прямым, без смены хозяев. Однако в 1984 г. для одного из видов миксоспоридий — *Myxosoma cerebralis* Вольфом и Маркив (Wolf, Markiw, 1984) была предложена новая схема жизненного цикла, включающая промежуточного хозяина — олигохету и стадии развития организма, ранее известного как представитель отдельного класса типа Myxozoa — Actinosporea, паразитирующего в олигохетах. Эта схема позднее была поддержана некоторыми исследователями (El-Matbouli, Hoffman, 1989, 1991; Ruidisch e. a., 1991; Yokayama e. a., 1991). В их экспериментах была показана связь *Myxozoma cerebralis, Myxobolus cotti, M. pavlovskii, M.* sp. с различными видами Actinosporea.

Существует несколько работ, косвенно поддерживающих схему Вольфа и Маркив, хотя в них и не приводятся данные о связи исследуемых видов миксоспоридий с определенными видами актиноспоридий (Schafer, 1968; Ratcliff, 1983; Ching, Mundy, 1984; Foot, Hedrick, 1987; Chilmonczyk, de Kinkelin, 1989; Hedrick e. a., 1989; Kent e. a., 1990).

С другой стороны, имеется несколько экспериментальных работ, в которых доказывается существование прямого цикла у миксоспоридий, без промежуточных хозяев и без стадии актиноспоридии.

Мы не можем принимать во внимание ранние работы (Успенская, 1955; Hoffman, Putz, 1969, 1971; Hollyday, 1973, 1974), в которых не рассматривалась возможность внедрения спороплазмы через эпителий рыбы, происходящего согласно Маркив (Markiw, 1989). Но существует несколько работ, авторы которых уже учитывают гипотезу Вольфа и Маркив. Это эксперименты Оденинга с соавторами (Odening e. a., 1989), некоторые опыты, описанные Юнчисом (Юнчис, 1984), работа Прихода (Prichoda, 1986) и исследование, проведенное Хари (Хари, 1992).

Существует также несколько работ, косвенно опровергающих схему Вольфа и Маркив (Hamilton, Canning, 1987; Szekely, 1991; Чепурная, 1991; Chepurnaya, 1992).

Расхождения в результатах опытов говорят о сложности проблемы и указывают на необходимость давать в публикациях очень подробное и тщательное описание экспериментов. К сожалению, многие опубликованные работы в этой области грешат неточностью описания, что затрудняет их критическое рассмотрение и сравнение результатов.

Нам кажется, что недостаточно при описании опыта сказать «незараженная рыба» или «незараженная олигохета», а необходимо (для сравнения данных) знать, откуда были получены подопытные животные, какова гарантия их незараженности до опыта, в каких условиях они содержались в течение всего эксперимента (какую пищу они получали, какой и откуда брали грунт, каков был источник водоснабжения).

Например, при проведении наших опытов в 1955 г. (Успенская, 1955) мы считали, что имеем дело с незараженной рыбой, так как грунт мы не использовали вовсе, воду брали из подземного ключа, а пища была искусственной. Но в то время мы верили, руководствуясь данными предыдущих исследователей, что заражение миксоспоридиями происходит через пищеварительный тракт, и что раскрытие створок споры и выход спороплазмы из нее осуществляется под действием пищеварительных ферментов. Поэтому личинок радужной форели для опыта мы брали из инкубатора до развития у них пищеварительной системы, считая, что тем самым гарантируется их незараженность миксоспоридиями. Однако, по данным Маркив (Markiw, 1989), спороплазмы актиноспоридий внедряются в рыбу через наружные покровы. Под электронным микроскопом ей удалось наблюдать скопления спороплазм в эпителии кожи рыб. Дальнейшего их продвижения и развития проследить не удалось. Если Маркив права, тогда недоразвитие пищеварительного тракта у личинки форели не гарантирует невозможность ее заражения еще в инкубаторе. Мы должны помнить, что рыбоядные птицы могут рассеивать инвазионные споры миксоспоридий, попавшие в их кишечник вместе с зараженной рыбой и не переваривающиеся в нем. Это может привести к заражению олигохет в водоеме, где нет рыб, и олигохеты некоторое время будут выделять споры актиноспоридий соответствующего вида, если данному виду миксоспоридий действительно свойствен жизненный цикл по схеме Вольфа и Маркив.

При взятии олигохет из природных водоемов трудно сказать, заражены они актиноспоридиями или нет, так как экстенсивность заражения в природе очень мала. Марке (Marqué, 1984) для некоторых видов указывает зараженность 0.2—0.5 и даже 0.05 %. В наших пробах зараженность была 0.1—0.2 %. В нашей лаборатории черви из природной популяции, содержавшиеся в холодильнике, начали выделять видимое количество спор актиноспоридий лишь через полтора года. Очевидно, низкие температуры замедляют развитие. Мы должны также помнить о существовании экстраспорогенных стадий у некоторых видов миксоспоридий, обитающих в крови рыб (Lom, 1987), что надо учитывать при утверждении о незараженности подопытных рыб.

Помня о трематодах, можно подумать, что, подобно первым, часть миксоспоридий имеет длинный жизненный цикл с промежуточным хозяином, тогда как другая часть имеет укороченный в ходе эволюции цикл с одним хозяином. С одинаковой вероятностью первичным может быть либо короткий, либо длинный жизненный цикл, смотря по тому, кто раньше появился в природе — миксоспоридии или актиноспоридии. Однако наличие любого цикла должно еще быть доказано экспериментально для каждого вида миксоспоридий и актиноспоридий.

Нужно помнить, что, приняв схему жизненного цикла с двумя хозяевами и со стадией актиноспоридии в нем, мы неизбежно должны будем пересмотреть существующую систему Myxozoa. Два существующих в современной системе класса этого типа (Myxosporea и Actinosporea) необходимо будет объединить. Кроме того, уже упомянутые выше экспериментальные работы, доказывающие участие актиноспоридий в цикле миксоспоридий в качестве стадии развития, показывают, что подвергается сомнению валидность ранее существовавших родов этих классов. Из этих работ следует, что представители одного рода миксоспоридий оказываются связанными в один цикл с представителями нескольких родов актиноспоридий, и наоборот. Так, представители рода *Myxobolus* оказываются связанными с представителями родов *Triactinomyxon, Hexactinomyxon* и *Raabeia*, и мы должны решать, принадлежат ли эти «комбинированные» организмы к одному роду или к разным, особенно если думать, что актиноспоридии появились на земле раньше миксоспоридий. Отсюда ясно, что опыты по искусственному заражению должны быть чистыми и воспроизводимыми.

Нужно отметить, что принятие схемы жизненного цикла Вольфа и Маркив (Wolf, Markiw, 1984) потребует не только ревизии системы Myxozoa, но также ревизии имеющихся теоретических воззрений на эволюцию миксоспоридий и актиноспоридий, на время появления миксоспоридий в природе (Шульман, 1966; Донец, 1982), потребует ревизии точек зрения на адаптацию миксоспоридий к биологии хозяина рыбы, например адаптации спор миксоспоридий к заражению ими определенных групп рыб [представления Шульмана (1966) о быстро и медленно опускающихся спорах], просто потому, что заражать они должны теперь не рыбу, а олигохету или сипункулиду (в случае морских миксоспоридий). Необходима будет также ревизия методов профилактики и борьбы с миксоспореозами.

Мы попытались оценить этот новый сложный жизненный цикл с точки зрения существующих цитологических и кариологических данных, полученных ранее при изучении миксоспоридий и актиноспоридий как отдельных классов животных (Успенская, 1984; Marqué, 1984).

Объединение жизненных циклов миксоспоридий и актиноспоридий в один приводит к очень сложному циклу не только с двумя спорогенезами, но и с двумя половыми процессами.

Наличие двух половых процессов в жизненном цикле — явление редкое. У трематод и дициемид это чередование партеногенеза и гетерогамного полового процесса (Догель, 1975; Гинецинская, 1968). У некоторых видов кокцидий из рода *Caryospora* Leger, 1904 отмечена факультативная смена хозяев «первичного» и «вторичного». В каждом хозяине совершается и половой процесс и бесполое размножение. В «первичном» хозяине образуются ооцисты, во «вторичном» — кариоцисты. И те и другие способны заражать и нового хозяина и того же самого (Upton, Sundermann, 1990). Такой цикл, вероятно, возможен и у Myxozoa.

Возможно, редукционное деление и автокариогамию у миксоспоридий следует рассматривать как форму партеногенеза и считать, что в этом жизненном цикле происходит смена партеногенетического и настоящего полового поколения с гетерогамией (α и β клетки у актиноспоридий). Если это так, то это будет цикл с двумя хозяевами, с партеногенезом и настоящим половым процессом, с вегетативным размножением, с бесполым размножением — спорогенезом (дважды в цикле), с выраженной гаплофазой, с двумя фазами агломерации (включающими и экстраспорогенные стадии миксоспоридий) и с двумя фазами дисперсии.

Имея в виду тот факт, что споры миксоспоридий гаплоидны (Успенская, 1984), а споры актиноспоридий диплоидны (Marqué, 1984), заманчиво было бы предположить, что этот сложный жизненный цикл совершается как чередование гаплоидного гаметофита (от момента формирования гаплоидных спор миксоспоридий до слияния гамет перед формированием диплоидной споры актиноспоридий) и диплоидного спорофита (от момента формирования диплоидной споры актиноспоридий до мейоза и образования гаплоидной споры миксоспоридий, которую можно уподобить зооспоре низших растений).

Такой жизненный цикл реален, если, конечно, будет доказано, что вегетативные стадии актиноспоридий гаплоидны. Однако некоторые существовавшие ранее представления о наличии полового процесса у миксоспоридий (Schröder, 1907; Auerbach, 1920; Kudo, 1922; Siau, 1977), а также данные

Марке (Marqué, 1984) о наличии мейоза у актиноспоридий не укладываются в этот цикл. Кроме того, трудно представить, как такой цикл может быть укорочен в ходе эволюции до прямого, если таковой имеет место.

Совершенно ясно, что перед исследователями миксоспоридий и актиноспоридий встает задача экспериментальной проверки жизненных циклов каждого вида Myxozoa. Цель состоит в установлении связи между уже известными видами актиноспоридий и миксоспоридий так, как это делалось при установлении связи между известными маритами и церкариями трематод.

Очень важно, чтобы опыты были чистыми, для чего необходимо иметь лабораторные культуры незараженных подопытных рыб и олигохет, иначе может возникнуть опасность большой путаницы в систематике типа.

Было бы очень важно использовать некоторые генетические, цитологические и молекулярно-биологические методики для установления действительной связи в качестве стадий одного и того же организма между различными видами актиноспоридий и миксоспоридий.

Было бы очень интересно исследовать плоидность ядер стадий развития актиноспоридий и экстраспорогенных стадий миксоспоридий, еще не исследованных в этом аспекте, для понимания ядерного цикла этого «комбинированного» организма.

Совершенно необходимо расширить исследования пресноводной и морской фаун актиноспоридий. В настоящее время нам известно более 1000 видов миксоспоридий и лишь несколько десятков видов актиноспоридий. Можно ожидать, что круг хозяев морских актиноспоридий будет расширен, так как среди олигохет лишь несколько десятков видов известны из солоноватых вод и прибрежной зоны морей. Другой хозяин морских актиноспоридий — сипункулиды (Marqué, 1984) обитает в основном в сублиторали и на больших глубинах, составляя значительную часть бентоса. Однако этих хозяев может быть и недостаточно для того, чтобы обеспечить многообразие видов миксоспоридий, паразитирующих у литоральных, сублиторальных и пелагиальных рыб.

Из всего сказанного ясно, что нам предстоит огромная и тщательная работа по выяснению статуса типа Myxozoa и существующих ныне двух его классов — Actinosporea и Myxosporea. Было бы разумно привлечь к этой работе студентов и аспирантов.

В заключение хотелось бы отметить, что в октябре 1992 г. в Чехословакии, в Ческих Будейовицах состоялось международное совещание по миксоспоридиям, на котором более 20 докладов были посвящены проблемам жизненного цикла миксоспоридий и взаимоотношениям паразита с хозяином. По крайней мере в 8 из них прямо или косвенно была подтверждена схема Вольфа и Маркив. Однако в докладах, касавшихся систематики и эволюции миксоспоридий, вопрос о связи их в одном цикле с актиноспоридиями обходился молчанием. Это лишний раз говорит о настоятельной необходимости внесения ясности в обсуждаемую проблему.

Приведенные в настоящей статье соображения были нами высказаны в докладе, сделанном на указанном выше совещании, а также на международном симпозиуме по проблемам паразитологии рыб в Петрозаводске в августе 1991 г.

Список литературы

Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненный цикл, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 441 с.

Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М.: Высш. шк., 1975. 559 с.

Донец З. С. Миксоспоридии бассейна южных рек СССР (Фауна, экология, эволюция и зоогеография): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1982. 40 с.

Успенская А. В. Биология, распространение и рыбохозяйственное значение Myxosoma cerebralis — возбудителя вертежа форелей // Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. по паразитол. проблемам. М.; Л., 1955. С. 155—156.

Успенская А. В. Цитология миксоспоридий. Л.: Наука, 1984. 112 с.

Хари Б. И. Опыты по заражению Carassius auratus спорами Myxobolus carassii (Myxozoa) // Цитология. 1992. Т. 34, № 4. С. 158.

Чепурная А. Г. Биология Myxobolus pavlovskii (Achmerov, 1951) (Myxosporea, Myxobolidae), паразита толстолобика // Проблемы паразитологии рыб (Тез. докл. III Международ. совещ.). Петрозаводск. 14—21 августа: Генезис, 1991. С. 52.

Шульман С. С. Миксоспоридии фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 506 с.

Юнчис О. Н. Взаимоотношения паразита и хозяина у миксоспоридий // Паразито-хозяинные отношения. Л., 1984, 136—143 (Паразитология; Вып. 9).

Auerbach M. Biologische und morphologische Bemerkungen über Myxosporidian // Zool. Anz. 1910. Bd 35. S. 57—63.

Chepurnaya A. G. Role of aquatic invertebrats in the elimination of spores of Myxobolus pavlovskii (Achmerov, 1954) (Myxosporea, Myxobolidae) parasite of silver carp // Ecological parasitol. (Russia). 1992. Vol. 1, N 2. P. 156—159.

Chilmonczyk P. T., de Kinkelin P. Occurance of proliferative kidney disease in an indoor recirculating unit and inderect experimental contamination of the rainbow trout // Bull. Eur. Ass. Fish. Pathol. 1989. Vol. 9. P. 38—41.

Ching H. L., Mundy D. R. Geographic and seasonal distribution of the infectious stage of Ceratomyxa shasta Noble, 1950 a myxozoan salmonid patogen in the Fraser River system // Can. J. Zool. 1984. Vol. 62. P. 1075—1086.

El-Matbouli M., Hoffman R. Experimental transmission of two Myxobolus spp. developing bisporogony via tubificid worms // Parasitol. Ress. 1989. Vol. 75. P. 461—464.

El-Matbouli M., Hoffman R. Transmissionsversuche mit Myxobolus cerebralis und M. pavlovskii und ihre Entwicklung in Tubificiden. Light- und electronmicroscopische Befunde. // Z. Fisherei Forschung Rostockzg. 1991. Vol. 29. P. 70—75.

Foot J. S., Hedrick R. P. Seasonal occurance of the infectious stage of proliferative kidney disease (PKD) and resistance of rainbow trout, Salmo gairdnery Richardson, to reinfection // J. Fisc. Biol. 1987. Vol. 30. P. 477—483.

Hamilton A. J., Canning E. U. Studies on the proposed role of Tubifex tubifex (Muller) as an intermediate host in the life cycle of Myxosoma cerebralis (Hofer, 1903) // J. Fish. Dis. Vol. 1987, N 10. P. 39—56.

Hedrick R. P., Wishkovsky A., Grofft J. M., McDowell T. Transmission trials with three myxosporeans of salmonid fish // Disease of Fish and Shellfish. IV EAFP Int. Conf. Santiago de Compostella. Spain, Sept. 1989. P. 38.

Hoffman G. L., Putz R. Host susceptibility and effect of aging, freezing, heat and chemicals on spores of Myxosoma cerebralis // Progr. Fish. Cult. 1969. Vol. 3, N 1. P. 35—37.

Hoffman G. L., Putz R. Effect of freezing and aging on the spores of Myxosoma cerebralis — the casual agent of salmonid whirling disease // Progr. Fish. Cult. 1971. Vol. 33, N 2. P. 95—98.

Holliday M. M. Studies on Myxosoma cerebralis a parasite of salmonids. I. The diagnosis of infection. II. The development pathology of Myxosoma cerebralis in experimentally infected rainbow trout (Salmo gairdnery) fry reared at different water temperatures /// Nord Veterinar. Med. 1973. Vol. 25. P. 345—358.

Holliday M. M. Studies on Myxosoma cerebralis in Denmark, Ireland and Scotland. IV. A prelimenary immunofluorescent investigation of the spores of Myxosoma cerebralis // Nord Veterinar. Med. 1974. Vol. 26. P. 165—179.

Kent M. L., Whitaker D. L., Margolis L. Experimental transmission of the myxosporean Myxobolus arcticus to sockey salmon aging in aquatic oligochaeta Eclipidrillus sp. (Lumbriculidae) // JHS/AFS News Letter. 1990. Vol. 18, N 4. P. 4—5.

Kudo R. On the morphology and life history of myxosporidian Leptotheca olmachery parasitic in Rana clamitans and R. pipiens // Parasitologia. 1922. Vol. 14. P. 221—224.

Lom J. Myxosporea: A new look at long-known parasites of fishes // Parasitol. Today. 1987. Vol. 3, N 11. P. 327—332.

Markiw M. E. Portals of entry for salmonid whirling disease in rainbow trout // Dis. Aquat. Org. 1989. Vol. 43. P. 521—526.

Marquè A. Contribution a la connaissance des Actinomyxidies. Ultrastructure, cycle biologique, systematique // These Doctorat d'Etat, USTI. Montpellier, 1984. 218 p.

Odening K., Walter G., Bochard L. Zum Infectionsgeschehen aus Sphaerospora renicola (Myxosporea) // Angew. Parasitol. 1989. Vol. 30, N 2. S. 136—140.

Prichoda J. Experimental infection of rainbow trout fry with Myxosoma cerebralis Hofer 1903 // Parasites and Parasitic Diseases of Fish. Poceed. of the 1 International Symposium on Ichthioparasitology. August 1983. Ceske Budejovice. P. 88.

Ratcliff D. E. Ceratomyxa shasta. Longevity distribution, timing and abundance of the infective stages in central Oregon // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1983. Vol. 40. P. 1622—1632.

Ruidisch S., El-Matbouli M., Hoffmann R. M. The role of tubificid worms as an intermediate host in the life cycle of Myxobolus pavlovskii (Akhmerov, 1954) // Parasitol. Res. 1991. Vol. 77. P. 663—667.

Schafer W. E. Studies on the epizootology of the myxosporidian Ceratomyxa shasta Noble // Calif. Fish and Game. 1968. Vol. 54. P. 90—99.

Schröder O. Beitrage zur Entwicklunggeschichte der Myxosporidien Sphaeromyxa sabrazesi (Laveran et Mesnil) // Arch. Protistenkd. 1907. Bd 1. S. 356—381.

Siau Y. Premier studies du development experimentale en cultures de spores de la Myxosporidie Myxobolus exiguus Thelochan // C. r. Acad. sci., D. 1977. T. 285, N 6. P. 681—683.

Szekely G. Studies on the possible role of aquatic oligochaetes in the life cycle of Myxosporean // Problems of Fish Parasitology. Abstracts of Reports III International Symposium. August 1991. Petrozavodsk: Genesis, 1991. P. 81.

Upton S. J., Sundermann. Caryospora: biology // Coccidiosis of Man and domastic animals. Boston: Peter L. Long Ed. CRC Press, 1990. P. 187—204.

Wolf K., Markiw M. E. Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts // Science. 1984. Vol. 225. P. 1449—1452.

Yokayama H., Ogawa K., Wakabayashi H. A new collection method of Actinosporeans — a probable infective stage of Myxosporeans to fishes — from tubificids and experimental infection of goldfish with actinosporean Raabeia sp. // Gyoby o Kenkuy 1991. Vol. 26, N 3. P. 133—138.

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург;
Работа выполнена на средства Фонда
фундаментальных исследований России

Поступила 7.03.1993

NEW PROBLEMS IN MYXOZOA INVESTIGATIONS

A. V. Uspenskaya

Key words: mycrosporea, actinosporea, life cycle.

SUMMARY

The life cycle scheme of *Myxosoma cerebralis*, an organism which was formerly known as a representative of separate class of Myxozoa — Actinosporea, had been proposed by Wolf and Markiw (1984) concerning a role of intermediate hosts (Oligochaeta). This point of view was supported by several investigators. On the other hand there are a few new works, in which the direct cycle has been proved for some myxosporeans species. This discordance in experimental data suggests the necessity of an experimental verification of life cycle in different Myxozoa species.

It is necessary to understand, that to accept the assumption of two host cycle scheme even for a part of Myxozoa, it would require a great change in taxonomy of the Myxozoa phylum, would require a revision of theoretical views on the evolution of Myxozoa, on the time of their representatives had appeared, on the adaptation of parasites to the biology of their hosts, a revision of profilactic and treatment methods against myxosporeosises.

An attempt to estimate the new «combined» cycle on the basis of cytological and karyological data has been made.

The immediate and long-term prospects (i. e. the application of cytological and molecular-biological methods to establish the genetic relationships of definite Actinosporea and Myxosporea species) are discussed.